Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 1	S. 29—41	Bonn, März 1988

Die akustische Kommunikation von *Platystolus martinezi* (Bolívar) — ein schnelles Antwort-Rückantwort-System (Orthoptera, Tettigoniidae, Ephippigerinae)

H. K. Pfau & B. Schroeter

Abstract. The ♀ of the ephippigerine *Platystolus martinezi* responds to the long, distinctive song of the ♂ after a time interval of 0.2—0.1 s (22°C) with a single characteristic syllable, which is produced by a closing stroke of the elytra. 0.1—0.2 s later, the ♂ replies in turn to the ♀ response with 1—7 (mostly 4—5) prolonged syllables, in which the frequency of impulses is lower. It is supposed that this ♂ response corresponds to the accentuated final syllables of an originally uninterrupted song. The possible significance of this complex dialogue system is discussed. A comparison of the "double" stridulatory apparatus of the ♂ *Platystolus martinezi* with the single sound producing system of the ♀, as well as with the stridulatory apparatus of other Tettigoniidae, reveals that a double apparatus probably existed as a primitive basic equipment in both sexes. The ♀ response stridulation (which probably evolved several times independently) is therefore performed with one part of an originally double stridulatory apparatus, and this part is homologous in various groups of the Tettigoniidae.

Key words. Acoustic communication, Ephippigerinae, *Platystolus*, female response, male response, double stridulatory apparatus, evolution.

Einleitung

Unter den europäischen Laubheuschrecken (Tettigoniidae) waren bis vor kurzem nur wenige Arten aus den beiden Unterfamilien Phaneropterinae und Ephippigerinae bekannt, bei denen die ♀ mit einem spezifischen Signal oder gar längeren Gesangsvers auf den Werbegesang ihrer männlichen Artgenossen antworten. Neuere Untersuchungen (Heller & Helversen 1986; hier findet sich auch eine Zusammenfassung der bisherigen Literatur) haben zumindest für die Phaneropterinae gezeigt, daß Kommunikationssysteme dieser Art weiter verbreitet sind, als bisher angenommen wurde. Sie wurden besonders häufig bei Arten aufgefunden, bei denen der männliche Werbegesang stark verkürzt ist, so daß vermutet wurde, daß die Evolution der weiblichen Antwortstridulation in einer engen Beziehung zur Gesangsreduktion der ♂ steht. Das Auftreten der weiblichen Stridulation in verschiedenen Gruppen der Laubheuschrecken (die als nicht näher verwandt angesehen werden) wird von Heller & Helversen darüber hinaus als Indiz dafür gewertet, daß der weibliche Stridulationsapparat (vom männlichen Apparat unabhängig) mehrfach konvergent entwickelt wurde.

In der vorliegenden Untersuchung soll die in mehrfacher Hinsicht von den bisher bekannten Systemen abweichende akustische Kommunikation der Sattelschrecke *Platystolus martinezi* (Bolívar 1873) beschrieben werden. Durch eine vergleichende Untersuchung der männlichen und weiblichen Stridulationsapparate verschiedener

Tettigoniidae wird außerdem versucht, die evolutive Herkunft des weiblichen Stridulationsapparates sowie der (davon getrennt zu betrachtenden) weiblichen Antwortstridulation zu beleuchten.

Methodik

Wir fanden *Platystolus martinezi* (Abb. 1b und c) am 14. VI. 1987 in der Nähe von Trujillo (Provinz Caceres, Spanien; 400 m NN) in einem von Äckern durchsetzten Weideland. Die große Sattelschreckenart — ♂ (Alkohol-konserviert) bis 4,3 cm, ♀ bis 4,5 cm Körperlänge — lebt v. a. in steppenartigen Gebieten (Abb. 1a) und findet in Spanien in den oft noch breiten Acker- und Straßenrandstreifen der Agrarlandschaft ein Rückzugsgebiet (Peinado & Mateos 1986 und mündlich). Die keineswegs plumpen, wehrhaften Tiere saßen v. a. auf den gelben Blüten von *Scolymus*-Disteln und erschienen dort nur schlecht getarnt. Sie reagierten beim Ergreifen mit Bissen und scharfen Abwehrlauten; außerdem wurde am Hinterleibsrücken ein gelbes Wehrsekret abgesondert. Die Art sang im Freiland zwischen 18 und 21 Uhr (bei bedecktem Himmel und starkem Wind) und war auch in Gefangenschaft erst spät, nach 19 Uhr, gesangsaktiv. In einer Kühltasche transportiert und regelmäßig mit verschiedenen Kräutern versorgt, ließen sich die Tiere auf der Reise lange am Leben erhalten.

Die Gesangsmuster wurden mit einem Uher 4000 Report-Tonbandgerät (Aufnahmegeschwindigkeit 19 cm/sec) in Kombination mit dem Sennheiser-Richtmikrophon ME 80 (Maximalfrequenz 15 kHz) registriert. Die Singkäfige standen bei den Aufnahmen im Schatten — die gemessene Lufttemperatur entspricht daher der Körpertemperatur der Heuschrecken. Zur Auswertung wurde ein neu entwickelter Transientenrekorder für lange Aufnahmezeiten (Physisec; Fa. L. Neumann) eingesetzt. Da die Abtastrate mit 20 kHz das 80fache der Wiedergaberate (250 Hz) betrug, ergibt sich — bei 4fach reduzierter Abspielgeschwindigkeit vom Tonband — eine Gesamt-Zeitdehnung um den Faktor 320. Die Gesänge wurden mit dem Schreiber Recorder 220 (Fa. Gould) ausgeschrieben. Die unverzerrte Grenzfrequenz des Gerätes beträgt 50 Hz, so daß (bei 320facher Dehnung) noch Schwingungen bis maximal 16 kHz wiedergegeben wurden.

Wir danken Herrn Dr. U. Koch für technische Ratschläge und die Möglichkeit der Benutzung der Auswerteapparatur, Frau Dr. M. V. Peinado und Herrn J. Mateos (Madrid) für wertvolle Hinweise zur Ökologie von *Platystolus* sowie den Herren Prof. Dr. F. Huber, Dr. K. Harz und Prof. Dr. O. v. Helversen für kritische Anmerkungen und Anregungen.

Ergebnisse

A. Die Stridulation der Männchen und Weibchen

Freilandbeobachtungen erbrachten zunächst den Befund, daß innerhalb einer Population von *P. martinezi* zwei verschiedenartige Gesangsmuster der Männchen auftreten: Entweder wurde nur ein 3—4 Sekunden langer Vers — mit anfangs crescendierendem Verlauf und dann gleichlautem Hauptteil, in dem gegen Ende die Silbenrate erhöht ist — vorgetragen (Gesangstyp A, Abb. 2a), oder es war ein um etwa eine Sekunde verlängerter Gesang zu hören, bei dem dem Typ-A-Gesang noch weitere, deutlich längere Silben angehängt waren (Gesangstyp B, Abb. 2b). Die Beobachtung einzelner ♀ im Gelände zeigte außerdem, daß auch diese zu einer kurzen, einsilbigen Stridulation fähig sind und offensichtlich auf den Gesang der ♂ antworten.

In einem im Freiland mit frisch gefangenen Tieren durchgeführten Versuch wurden ♂ und antwortwillige ♀ einzeln in Singkäfigen untergebracht und in ca. 5—150 cm Entfernung voneinander aufgestellt. Dabei zeigte sich, daß der Gesangstyp A der ♂ nur in den Fällen vorgetragen wurde, in denen kein ♀ mit einer Antwortstridula-

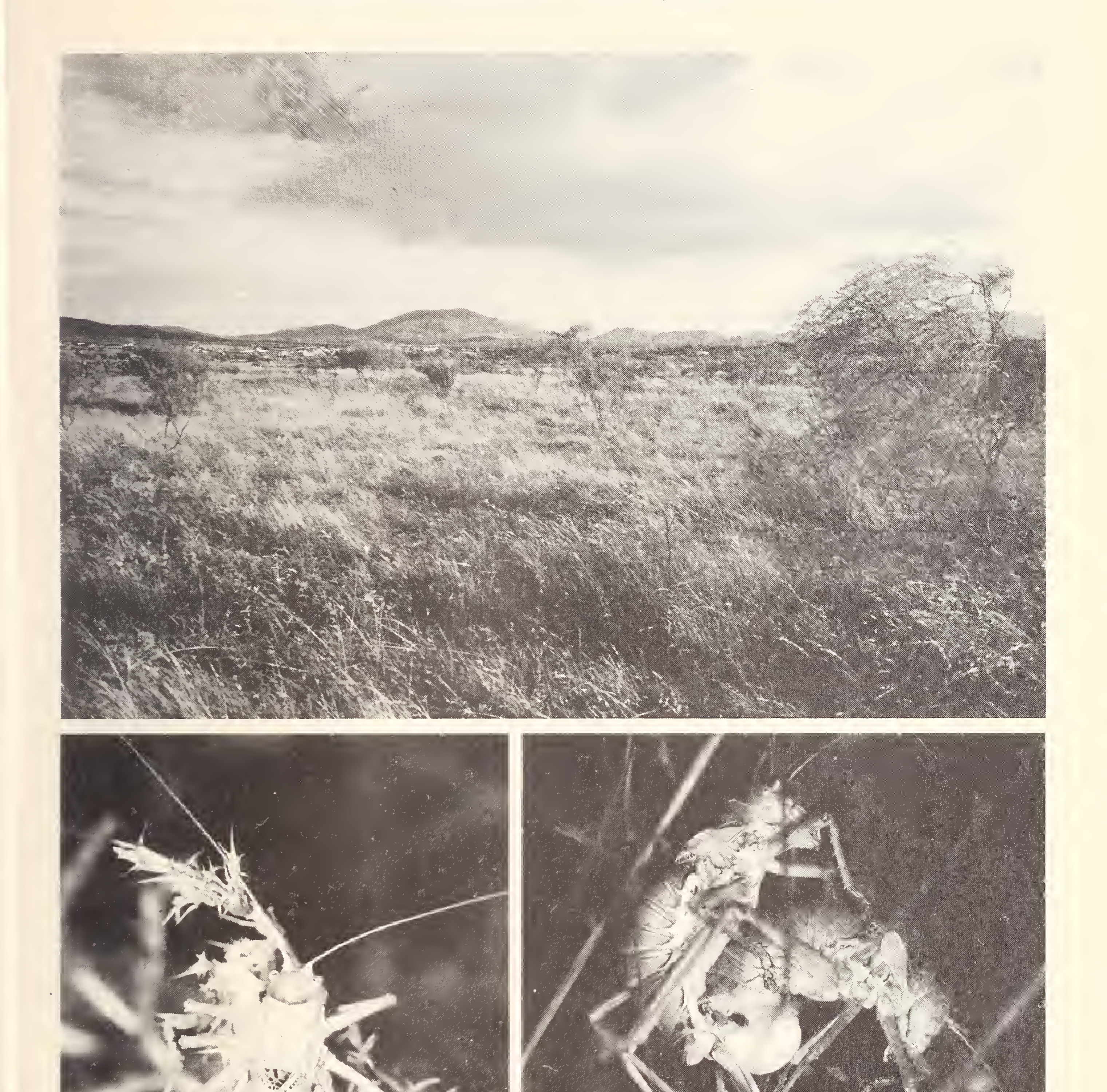


Abb. 1: Oben: Lebensraum von *Platystolus martinezi* (südlich Trujillo, Juni 1987); unten links: ♂; unten rechts: Copula.

tion reagierte. Der Gesangstyp B war dagegen stets in den Fällen zu hören, in denen ein ♀ in einer kurzen Zeitspanne nach dem männlichen Gesang geantwortet hatte (offener Pfeil in Abb. 2b). Direkt nach dieser Antwortsilbe des ♀ fügte das ♂ dann die längeren Endsilben des Gesangstyps B an. Die Gesamtheit der Lautäußerungen ist so geschlossen, daß sie im Gelände wie eine Einheit erscheint (s. oben).

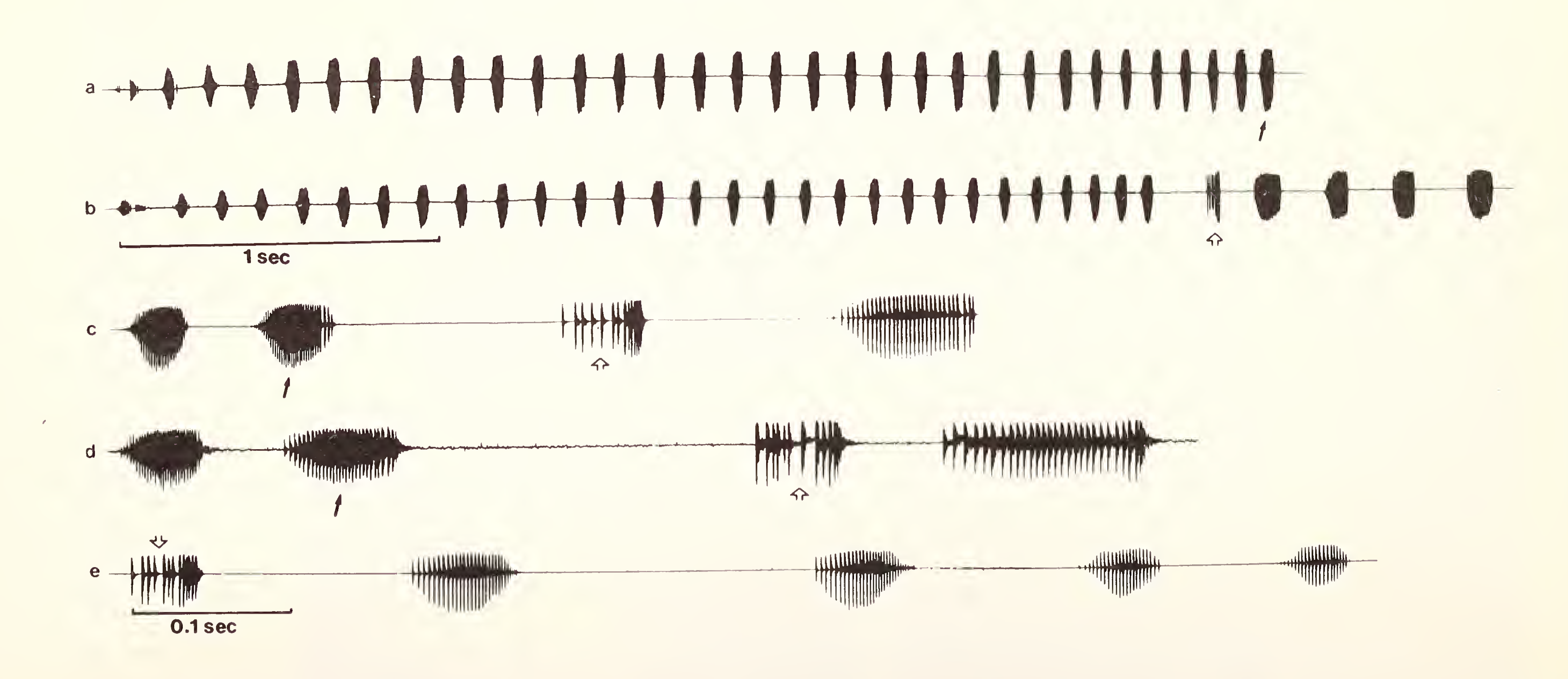


Abb. 2: a) Gesangstyp A (22 °C). b) Gesangstyp B (22 °C). c) Ende des männlichen Werbegesangs, weibliche Antwort und Beginn der männlichen Rückantwort (stärker gedehnt; 22 °C). d) Wie c), jedoch bei 18 °C. e) Durch eine spontane Stridulation des ♀ provozierter männlicher Gesang (22 °C); in diesen Fällen antwortete das ♂ nur mit zwei bis drei Rückantwort-Silben — von dem direkt angeschlossenen männlichen Werbegesang sind nur zwei Silben wiedergegeben. Die schrägen Pfeile weisen auf die betonte „Zeigersilbe" hin, die offenen Pfeile auf die weibliche Antwort.

Der männliche Werbegesang (Typ A) ist in drei unscharf getrennte Abschnitte gegliedert: Im ersten Abschnitt nimmt die Lautstärke relativ rasch zu; dann folgt ein zweiter, etwa doppelt bis dreifach so langer Teil mit gleichlauten Silben, der in einen kürzeren (in der Länge dem 1. Teil entsprechenden) dritten Abschnitt übergeht, in welchem die Distanz der Silben geringer wird (der dritte Teil kann am Ende in der Lautstärke abschwellen). Die Silbenzahl variierte (in 36 aufgenommenen Gesängen) zwischen 22 und 44 (Durchschnitt 32); die Gesamtlänge des Gesangs betrug bei 22 °C zwischen 2,5 und 4,5 Sekunden — bei 18 °C dagegen bis über 6 Sekunden.

Die weibliche Antwort-Silbe dauerte bei 22 °C nur etwa 35—50 Millisekunden, bei 18 °C wurden 60—70 ms gemessen. Die auf die weibliche Stridulation folgende erneute Antwort der ♂ soll im weiteren als „Rückantwort" bezeichnet werden. Sie enthält in der Regel vier bis fünf Silben (die Silbenzahl kann jedoch stärker variieren: in unseren Aufnahmen finden sich in den verschiedenen Rückantwortrufen 1—7 Silben). Die Abstände zwischen dem männlichen Gesangsteil A und der weiblichen Antwort (Intervall i1) sowie zwischen Antwort und Rückantwort (Intervall i2) waren nicht sehr konstant. In sechs vermessenen Gesängen (22 °C) variierte sowohl i1 als auch i2 zwischen 0,1 und 0,2 Sekunden. Das Intervall i1 war in der Mehrzahl der Fälle (jetzt einschließlich der nicht genau vermessenen Gesänge) deutlich größer als i2 (vgl. Abb. 2b und 2d); i2 kann aber, in wenigen Fällen, auch erheblich größer als i1 sein (im Extremfall i2 : i1 = 0,2 : 0,1 Sekunden).

Bei 18 °C variierte das Intervall i1 zwischen 0,2 und 0,3 Sekunden und i2 zwischen 0,05 und 0,2 Sekunden, wobei i2 immer deutlich kürzer war als i1 (die Abb. 2d stellt in dieser Hinsicht jedoch einen Extremfall dar). Bei dieser Temperatur waren in den 5fach gedehnten Gesängen weitere Feinheiten zu erkennen: die letzte Silbe des männlichen Werbegesangs (die „Zeigersilbe", vgl. Diskussion) und vor allem die langen Silben der Rückantwort zeigen z. B. vergrößerte Impulsabstände (Abb. 2d; für die Rückantwort ist dies auch bei den bei 22 °C aufgenommenen Gesängen deutlich, s. Abb. 2c).

In einigen Fällen setzte ein ♀ verfrüht, u. U. schon innerhalb des Crescendoteils des ♂ ein und stridulierte manchmal im weiteren Verlauf des Gesangs sogar mehrmals. Es zeigte sich, daß dies oft Antworten auf andere, entfernter sitzende ♂ (z. B. auf ♂, die in der geschlossenen Kühltasche sangen) waren, die ebenfalls präzise kurz nach dem Gesangsende des jeweiligen ♂ erfolgten. Diese Signale wurden vom nahesitzenden ♂ jedoch nicht beachtet, d. h., es setzte seinen Gesang bis zum „normalen Ende" fort. In wenigen Fällen kam es zu zahlreichen weiblichen Stridulationen — wieder an offensichtlich beliebiger Stelle innerhalb des männlichen Werbegesangs und auch innerhalb des Rückantwort-Teils. Diese stellten keine Antwortsignale auf ♂ dar, sondern wurden spontan, wohl als Ausdruck einer Erregung, vorgetragen. Lautlose Elytrenbewegungen an unterschiedlichen Stellen des männlichen Gesangs sind ebenso zu interpretieren.

Das ♂ reagierte auch auf spontan vorgetragene Rufe des ♀, auch dann, wenn es selbst gerade nicht sang, oder wenn die weiblichen Antwortrufe den Gesängen anderer ♂ galten: Fast immer wurde es dazu angeregt, an das weibliche Signal sofort die Rückantwort-Silben anzuschließen. Direkt danach trug es in der Regel seinen eige-

nen Werbegesang vor, den es dann — da er vom ♀ prompt beantwortet wurde — mit einer Rückantwort beendete. In diesen Fällen waren also „umgekehrt" klingende Gesänge des Typs B zu hören, bei denen dem normalen Gesang der Rückantwort-Gesang vorausging (Abb. 2e). Entsprechend verhielten sich die ♂, wenn man ihnen Tonbandaufnahmen des Typs B (mit Rückantwort) oder einzelne weibliche Silben vorspielte: wieder fügten sie zunächst an der „richtigen Stelle" — kurz nach dem weiblichen Signal, etwa gleichzeitig mit der Rückantwort des ♂ auf dem Band — die eigene Rückantwort an und begannen dann wieder „von vorn" mit ihrem Werbegesang (und zwar mit einem Gesangstyp A, da in diesen Fällen die Antwort eines ♀ natürlich fehlte). Das heißt: Der „Endteil" des Typ-B-Gesangs, die Rückantwort, stellt in Wirklichkeit ein eigenes männliches Gesangselement — ohne strenge Kopplung an den normalen A-Werbegesang — dar. Manchmal wurde das Pronotum in dem Moment, in dem das weibliche Signal auftauchte, allerdings nur schnell aufgerichtet; das ♂ zeigte damit zwar, daß es sich „angesprochen fühlte", erzeugte jedoch keine Rückantwort-Silben.

Die ♂ ließen sich außerdem auch durch den Werbegesang anderer ♂ zum (Typ A-) Gesang anregen — allerdings anscheinend weniger gut als durch das weibliche Signal. Auch die ♀ antworteten auf einzelne vorgespielte Weibchen-Rufe. Manche ♀ — möglicherweise bereits begattete Tiere — antworteten im Versuch nicht.

Meistens versuchte das ♂ auf das ♀ bzw. die Tonband-Schallquelle zuzumarschieren (und erkletterte auch — freigelassen — das Bandgerät). Im Freiland konnten ♂ beobachtet werden, die eilig auf das antwortende ♀ zuliefen und dabei den Gesangstyp B in schneller Folge vortrugen. Das ♀ saß dagegen beim Antworten in der Regel ruhig auf der Pflanze bzw. im Singkäfig und veränderte seine Stellung nicht. Die bisherigen Beobachtungen und Versuche erlauben jedoch noch keine Aussage darüber, ob dieses Verhalten der ♀ konstant ist: bei den freigelassenen ♀ überwog meistens die Fluchttendenz — sie liefen vom ♂ sogar weg, wobei aber gleichzeitig (noch aus 5 Metern Entfernung) weiter auf alle singenden ♂ geantwortet wurde.

B. Die Stridulationssysteme

1) *Platystolus martinezi*

Die Elytren des Männchens zeigen zwei unterschiedliche Paare von Stridulationsapparaten, wobei bei allen vier Systemen jeweils eine Schrillader oder Feile (F) auf dem einen Flügel einer Schrillkante oder Plectrum (P) auf dem anderen Flügel gegenübersteht (Abb. 3). Da aber die rechte Elytre unter der linken liegt und diese Position anscheinend nie gewechselt wird, kann bei der weiteren Betrachtung eine Beschränkung auf jeweils ein System der beiden rechts-links-symmetrischen Paare vorgenommen werden (das nicht gebrauchte System ist auch stets schwächer entwickelt — vgl. z. B. die rechte Feile [F1] mit der linken Feile F1, oder das linke Plectrum [P1] mit dem rechten Plectrum P1).

Die auf der Unterseite der linken Elytre liegende Feile F1 stellt offensichtlich die Hauptfeile des männlichen Stridulationssystems dar; sie wird von der nach oben zeigenden hart sklerotisierten Kante P1 der rechten Elytre überstrichen (wobei die Feile F1 bei der Bewegung beider Elytren natürlich auch relativ zum Plectrum bewegt wird). Die Feile F2 des 2. Stridulationssystems, die auf der Oberseite des rechten

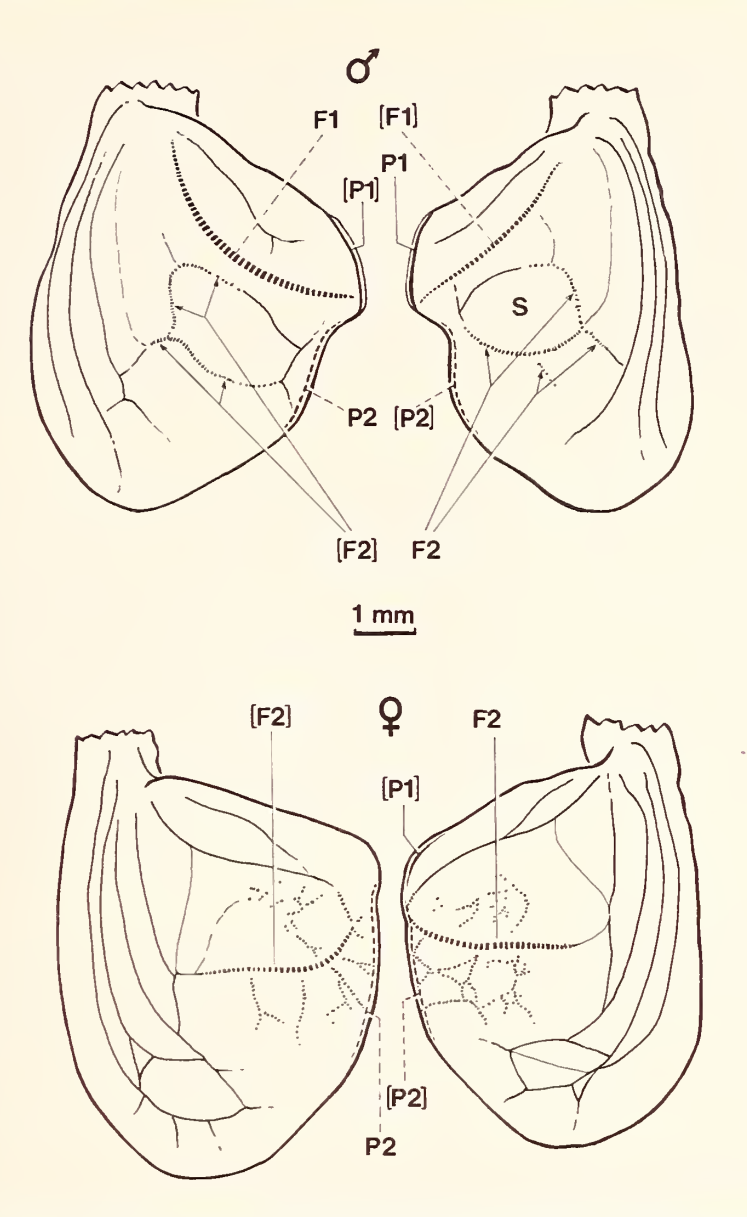


Abb. 3: Die männlichen und weiblichen Stridulationssysteme; Dorsalansicht der Elytren. Die gestrichelten Hinweislinien führen zu Strukturen der Elytren-Unterseite, nicht-gebrauchte Teile wurden durch eckige Klammern gekennzeichnet (weiteres s. Text).

Flügels liegt, ist erheblich schwächer ausgebildet. Sie umläuft einen großen Teil der Spiegelzelle (S) und ist vor allem am hinteren Bogen „typisch" und kräftiger ausgebildet — im Randbereich, auf Seitenadern und im vorderen Bogen der Spiegelzelle gehen die breiten Feilenzähne dagegen in kleine konische Zäpfchen über. Die Feile F2 wird von der nach ventral zeigenden harten unteren Kante des umgeschlagenen linken Flügelrandes (P2) überstrichen. Die Bedeutung des Systems F2/P2 ist unbekannt — nach unseren Beobachtungen an anderen Laubheuschreckenarten könnte es für eine leisere Stridulation dicht beim ♀ („Nahwerbung") eingesetzt werden.

Beim Weibchen ist nur ein paariges Stridulationssystem entwickelt (Abb. 3). Auch bei ihm wird — da der rechte Flügel wie beim ♂ unter dem linken liegt — wahrscheinlich nur das eine System des Paares eingesetzt, das dementsprechend (in diesem Fall allerdings nur geringfügig) stärker entwickelt ist als das andere. Das System F2/P2 der ♀ ist ohne Zweifel (zumindest in seinen wesentlichen Anteilen: dem quer zum Flügel verlaufenden Hauptteil der Feile und dem Plectrum) dem entsprechenden männlichen System homolog, jedoch deutlich stärker ausgebildet als beim ♂.

Von der quer zum Flügel verlaufenden Hauptfeile des Systems F2/P2 gehen noch einzelne, auf zum Teil nur schwach angedeuteten Adern stehende Reihen mehr oder weniger konischer Zäpfchen und sehr kurzer, schräg stehender Stacheln ab. Sie überdecken (ähnlich wie bei der männlichen Feile F2 — allerdings in stärkerem Ausmaß) einen größeren Bereich der Elytrenfläche und werden von einem entsprechend langgezogenen Plectrum P2 des linken Flügels überstrichen. Verglichen mit den verschiedenen männlichen Schrilladern ist die Feile F2 des ♀ geringfügig stärker entwickelt als die (nicht gebrauchte) Feile [F1] des rechten männlichen Flügels, wobei der Abstand der Zähne allerdings größer ist.

Bemerkenswert ist, daß die Zähnchen der Feile F2 des ♀ deutlich nach innen geneigt sind, so daß zu erwarten ist, daß die linke Elytre beim Überstreichen der großen Zähne des Hauptteils der Feile zunächst etwas ins „Springen" kommt. Dies konnte durch Stridulationsversuche am toten Tier bestätigt werden. In dem beim Schließen der Elytren zuletzt überstrichenen Bereich der Feile folgen dann feinere, enger stehende Zähnchen, die eine glattere Bewegung gestatten. Diese spezifische Strukturierung des weiblichen Singapparates steht in guter Übereinstimmung mit den im Oszillogramm zu erkennenden Besonderheiten des weiblichen Antwortrufs (vgl. Abb. 2).

2) Andere Tettigoniidae

Die beim ♀ von *Platystolus martinezi* etwas vorgezogenen vorderen Innenränder der Elytren und vor allem das auf der rechten Elytre erkennbare rudimentäre Plectrum [P1] (s. Abb. 3) deuten darauf hin, daß bei den Vorfahren auch die Weibchen noch ein funktionstüchtiges Stridulationssystem F1/P1 besessen haben. Zur Prüfung dieser Frage wurden vergleichende Untersuchungen angeschlossen, deren Ergebnis hier jedoch nur kurz zusammengefaßt werden kann.

Während doppelte Stridulationssysteme (das jeweilige contralateral-entsprechende, funktionslose System nicht eingerechnet) bei den ♂ der Ephippigerinae offensichtlich weit verbreitet sind — wobei eines der Systeme anscheinend stets eine ganz untergeordnete Rolle spielt —, konnten nur bei wenigen Arten auch bei den ♀ noch Feilen F1 des „männlichen" Stridulationssystems F1/P1 nachgewiesen werden: so z. B. bei *Uromenus stali* und *Callicrania seoanei* — bei den meisten Individuen der letzteren Art allerdings nur sehr schwach ausgebildet.

Ein über die engere Verwandtschaftsgruppe der Ephippigerinae hinausgehender Vergleich zeigte, daß doppelte Stridulationssysteme auch in anderen Gruppen der Tettigoniidae zu finden sind, wiederum v. a. bei den ♂, wobei das System F2/P2 allerdings meistens weitgehend reduziert ist. Besonders interessant ist der weibliche Stridulationsapparat der Phaneropterine *Barbitistes fischeri*. Bei dieser Art zeigt das System F2/P2 der ♀ (im Gegensatz zu den bei Heller & Helversen 1986 abgebildeten Stridulationsapparaten anderer Phaneropterinae) eine Zweiteilung: ein vorderer Bereich der mit Schrillzähnchen besetzten Oberseite der rechten Elytre wird von einer innerhalb der Unterseite des linken Flügels liegenden Schrillader überstrichen (die dem in Fig. 1E bei Heller & Helversen 1986 für *Poecilimon hamatus* abgebildeten „Plectrum" entspricht), ein hinterer Bereich dagegen von einem dem Plectrum P2 der Ephippigerinae entsprechenden, verstärkten Abschnitt des Elytrenrandes.

Wichtig für die Einschätzung der ursprünglichen Ausstattung der weiblichen Flügel ist jedoch der Befund, daß die ♀ von *B. fischeri* auf der Unterseite der linken Elytre noch eine (rudimentäre) Zähnchenreihe F1 besitzen. Das bedeutet, daß in den männlichen und weiblichen Flügeln der Vorfahren der Phaneropterinae und Ephippigerinae (und evtl. in der Stammgruppe der Tettigoniidae überhaupt — leider sind die verwandtschaftlichen Beziehungen der Untergruppen bis jetzt nur unzureichend geklärt) bereits ein doppelter Stridulationsapparat, bestehend aus F1/P1 und F2/P2, vorlag.

Diskussion

a) Werbegesang und Antwortstridulation im Vergleich mit anderen Arten

Weibliche Antwortsignale auf den Werbegesang der ♂ wurden bisher für die Laubheuschreckengruppen Phaneropterinae und Ephippigerinae (und eventuell Pseudophyllidae) beschrieben (Zusammenfassung der Literatur bei Heller & Helversen 1986). Bei den Phaneropterinae bezieht sich die Antwort der ♀ nach Heller & Helversen entweder auf die kurze männliche Stridulation selbst oder — bei längeren Versen der ♂ — auf deren betonten Anfang bzw. auf eine vom Hauptvers abgesetzte einzelne Silbe („marker"). Die weibliche Stridulation ist in der Regel außerordentlich kurz. Sie erfolgt — da sie für sich kein geeigneter Informationsträger ist — nach einem bestimmten, artcharakteristischen Zeitintervall. Das ♂ erwartet seinerseits die Antwortstridulation des ♀ innerhalb eines artcharakteristischen Zeitfensters („sensory window").

Das ♂ der Sattelschrecke *P. martinezi* zeigt dagegen einen relativ langen und ziemlich komplexen Werbegesang. Dieser entspricht in verschiedenen Merkmalen dem Gesang der meisten Arten der nahe verwandten Gattungen *Platystolus* und *Callicrania*, der im Grundplan wahrscheinlich mehrteilig ist, wobei in einem Crescendo-Anfangsteil in der Regel auch Öffnungssilben enthalten sind (Pfau & Schroeter, in Vorb.). *P. martinezi* ist insofern abgeleitet, als nahezu alle Silben des männlichen Gesangs durch Elytren-Schließbewegungen erzeugt werden; nur ganz am Anfang ist anscheinend noch eine einzelne Öffnungs-Bewegung lauthaft (vgl. Abb. 2a und b). Auch der lange Vers von *P. martinezi* enthält anscheinend eine besonders betonte „Zeigersilbe" („marker") für die weibliche Antwortstridulation: seine letzte Silbe ist nämlich normalerweise deutlich verlängert (eine Ausnahme zeigt etwa die Abb. 2b) und weist außerdem, v. a. gegen Ende, größere Impulsabstände auf.

Die Antwort des ♀, die nach einem, verglichen mit den Phaneropterinen, großen Zeitintervall folgt und durch eine einzige Schließ-Bewegung der Elytren erzeugt wird, ist relativ lang (ebenfalls im Unterschied zu den meisten Phaneropterinen — Ausnahme *Poecilimon laevissimus*, wo an die Schließsilbe noch eine längere Öffnungssilbe angeschlossen wird). Im Oszillogramm ist eine recht konstante Strukturierung zu erkennen, die wahrscheinlich — wie die Versuche mit vorgespielten einzelnen weiblichen Rufen zeigen — artcharakteristische Erkennungsmerkmale enthält. Verglichen mit dem männlichen Werbegesang ist die weibliche Antwort von *P. martinezi* sehr kurz. Dies könnte dem ♀ verschiedene Vorteile bringen: 1) Das ♀ kann in

rascher Folge auf verschiedene ♂ antworten, begrenzt allerdings wahrscheinlich dadurch, daß die Rückantwortrufe der ♂ auch in diesem Fall in einem (allerdings offensichtlich recht unscharfen) „Zeitfenster" abgewartet werden müssen; 2) es ist sofort selbst wieder hörbereit (auch für die ♀ der Laubheuschrecken kann angenommen werden, daß sie während des Singens in ihrer Hörfähigkeit eingeschränkt sind; vgl. Hedwig & Elsner 1985 und Wolf 1985 für Feldheuschrecken); und 3) ist das ♀ für Feinde weniger auffällig — die weibliche Stridulation ist außerdem deutlich leiser als die des ♂.

Auch bei anderen Arten der Ephippigerinae wurden relativ lange bis sehr lange weibliche Antworten beobachtet. Bei einem ♀ von *Uromenus stali* war die gesamte Antwort (bestehend aus 2—4 Silben) nach eigenen Freilandaufnahmen 75—340 ms lang. Hartley et al. (1974) beschrieben für diese Art dagegen ca. 150—200 ms lange vielsilbige Gesänge, während für die ♀ von *Platystolus obvius* etwa 25—40 ms lange einzelne Schließsilben registriert wurden.

b) Evolution der Antwort-Stridulation und Herkunft des „weiblichen" Stridulationsapparates

Hartley et al. (1974) und Heller (1984) vermuten, daß die Evolution der weiblichen Antwortstridulation in einem Zusammenhang mit der Reduktion (Verkürzung) der männlichen Stridulation steht: die antwortenden ♀ könnten die nur sporadisch singenden ♂ zu einer höheren Gesangsaktivität stimulieren (Hartley et al. 1974) bzw. das bei kurzem männlichem Gesang für sie entstehende Lokalisierungsproblem kompensieren (Heller 1984). Als Grund für die Gesangsreduktion der ♂ wird die Notwendigkeit zur Verminderung des Feinddruckes erwogen und betont, daß es sich bei den Tettigoniiden mit kurzen, unauffälligen männlichen Gesängen und weiblicher Antwortstridulation um plumpe, pflanzenfressende Arten handelt, während lange, lautstarke (von ♀ nicht beantwortete) Gesänge dagegen in der Regel bei räuberischen Arten zu finden seien (Heller 1984, Heller & Helversen 1986).

Die vorhandenen Ausnahmen bezüglich der Länge des Werbegesanges der ♂ (*Polysarcus denticauda* s. Faber 1953, *Ancistrura nigrovittata* s. Heller & Helversen 1986) zeigen jedoch, daß die weibliche Antwortstridulation bei den Phaneropterinae nicht streng mit einem kurzen männlichen Gesang korreliert ist. Auch die Ephippigerinae passen in verschiedener Hinsicht nicht in dieses Bild: Die Sattelschrecken-Reihe *Platystolus obvius* (mit einem ca. 0,3 Sekunden langen männlichen Werbegesang, der allerdings dicht gereiht werden kann), *Callicrania monticola* (bis 2,7 Sekunden lange Verse, nach eigenen Freilandmessungen) und *Platystolus martinezi* (bis über 6 Sekunden lange Gesänge) verdeutlicht z. B. — für Arten, die zu einer engeren Verwandtschaftsgruppe gehören — daß ganz unterschiedlich lange männliche Werbegesänge von den ♀ beantwortet werden können. Extreme Gesangsverkürzungen stellen überhaupt bei den Ephippigerinae eher die Ausnahme dar; bei den erwähnten Sattelschrecken handelt es sich außerdem um relativ bewegliche und beträchtlich karnivore Arten (eigene Beobachtungen v. a. an *Platystolus obvius* und *P. martinezi*), die wirksame Abwehrmechanismen gegen Feinde besitzen (z. B. ein Wehrsekret).

Wahrscheinlich waren daher (zumindest bei den Ephippigerinae) andere Faktoren

für die Evolution der Antwortstridulation der ♀ ausschlaggebend. Hartley et al. (1974) machten z. B. die Beobachtung, daß gerade bei den Arten der Sattelschrecken mit einer weiblichen Antwort, *Platystolus obvius* und *Uromenus stali*, weniger dichte Populationen vorzufinden sind. In dieser Hinsicht gibt es jedoch (nach eigenen Beobachtungen an den beiden Arten) durchaus auch Ausnahmen, so daß wohl eher zeitweise Engpässe in der Populationsdichte (in klimatisch extremeren Gebieten) als wesentlicher Selektionsfaktor für eine Kommunikations-Verbesserung durch die ♀ angesehen werden könnten.

Die Frage nach der stammesgeschichtlichen Herkunft des weiblichen Stridulationssystems bedarf noch einer Erörterung. Sie ist — selbst in den Fällen, wo nur ein einziges weibliches Stridulationssystem vorhanden ist, wie etwa bei der Gattung *Platystolus* — keineswegs mit der Frage nach der Entstehung der weiblichen Antwortstridulation gleichzusetzen: auch bei Vorliegen eines in wesentlichen Merkmalen homologen weiblichen Stridulationsapparates bei den Tettigoniidae muß damit gerechnet werden, daß die spezielle Antwort-Stridulation in verschiedenen Linien unabhängig entstanden ist (s. unten).

Die vergleichenden Untersuchungen am Stridulationssystem der ♀ weisen darauf hin, daß ein doppelter weiblicher Stridulationsapparat bei den Vorfahren bestimmter Gruppen (evtl. allgemein der Tettigoniidae) bereits präexistent war und in seinen Grundbestandteilen (d. h. möglicherweise abgesehen z. B. vom „vorderen F2/P2-System" der Phaneropterinae) als ein bei ♂ und ♀ homologes, phylogenetisch altes System anzusehen ist. Der weibliche Stridulationsapparat stellt demnach keine „Prinzipkonvergenz" dar, die unabhängig von den ♂ entwickelt wurde, wie Heller & Helversen (1986) annahmen — die neuen Befunde sprechen außerdem auch gegen eine parallele, unabhängige Entwicklung der weiblichen Stridulationsapparate bei den Phaneropterinae und Ephippigerinae. Wahrscheinlicher ist, daß die ♂ und ♀ — eventuell bereits in der Stammgruppe der Tettigoniidae — unterschiedliche Teilsysteme des in beiden Geschlechtern vorhandenen doppelten Schrillapparates „bevorzugten" und weiterentwickelten, das jeweilige andere Teilsystem dagegen mehr oder weniger reduzierten.

Die Fähigkeit der ♀ zur Antwortstridulation wurde möglicherweise davon ganz unabhängig entwickelt: ihr Auftreten bei (bis jetzt) nur wenigen Arten der Phaneropterinae und Ephippigerinae weist auf eine späte, parallele Entstehung dieser Verhaltensweise hin. In dieser Hinsicht muß auch die Homologie der weiblichen Antwortsignale innerhalb der Gruppen in Frage gestellt werden — sogar die Annahme von Hartley et al. (1974), daß das auf der Flügeloberseite befindliche Stridulationssystem (F2/P2) des ♀ von *Uromenus stali* für die Erzeugung des Antwortgesangs verantwortlich ist, bedarf einer Überprüfung, weil gerade bei dieser Art (wie weiter oben beschrieben wurde) außerdem noch ein gut entwickeltes Stridulationssystem F1/P1 vorhanden ist. Ungeklärt ist weiterhin auch die Frage nach der ursprünglichen Bedeutung der weiblichen Stridulationssysteme. Die von Faber (1953) bei *Polysarcus denticauda* beobachteten Übergänge zwischen Abwehr- und Antwortstridulation könnten z. B. als Hinweis dafür angesehen werden, daß das weibliche System primär (u. a.?) der Abwehr gedient hat.

c) Evolution und Bedeutung der „Rückantwort" von *Platystolus martinezi*

Für die Evolution der Rückantwort der ♂ von *P. martinezi*, durch die es zu einem Wechselgesang höherer Ordnung zwischen ♂ und ♀ kommt, gibt es zwei Denkmöglichkeiten: die Rückantwort könnte 1) eine Neuentwicklung darstellen oder 2) einem ursprünglich längeren, zusammenhängenden Gesang der ♂ „entliehen" worden sein. Die zweite Möglichkeit erscheint uns wahrscheinlicher. Vertreter der nah verwandten Gattung *Callicrania* — *C. monticola* und *C. seoanei* — zeigen nämlich Gesangsverse, die am Ende durch mehrere (in der Regel drei, bei *C. seoanei* aber in seltenen Fällen bis 6) lange, besonders betonte und vom restlichen Gesang gut abgesetzte Endsilben charakterisiert sind. Dieser Gesangstyp ist wahrscheinlich für die Gattungen *Platystolus* und *Callicrania*, die nur schwer gegeneinander abzugrenzen sind, als ursprünglich anzusehen (sekundär können die Endsilben auch wie bei *Callicrania miegi* verkürzt sein, oder sie wurden — wie bei *Callicrania bolivari* und *Platystolus obvius* — ganz reduziert; Pfau & Schroeter in Vorb.). Als phylogenetisches Übergangsstadium zu *P. martinezi* kann man sich einen Wechselgesang zwischen ♂ und ♀ vorstellen, bei dem die weibliche Antwort genau in der Pause vor den betonten Endsilben, also innerhalb des männlichen Gesanges erfolgte. Später könnten die Endsilben dann leicht „eigenständig" geworden sein.

Über die biologische Bedeutung der bei *P. martinezi* beobachteten Rückantwort-Stridulation der ♂, für die es anscheinend bei Heuschrecken bis jetzt keine Parallele gibt, können vorerst nur Vermutungen angestellt werden. Nach den bisherigen Befunden zu urteilen, wird im Lebensraum von *P. martinezi* ein besonders enges Netz akustischer Kommunikation geknüpft: ♂ werden durch ♂ zum Gesang angeregt und ♀ durch ♀; die männlichen Werbegesänge provozieren Antwortrufe der ♀, die Antworten der ♀ wiederum Rückantworten und weitere Werbegesänge der ♂, wobei die Rückantworten anscheinend für die ♀ besonders stimulierend sind. Gerade dadurch, daß die ♀ Serien von Antwortrufen abgeben können, die sich auf die Gesänge mehrerer ♂ beziehen, und damit auch bisher nicht beteiligte ♂ zu Rückantwort und Werbegesang anregen, kann — sozusagen in einem verkürzten Verfahren — eine rasch wachsende Anzahl beteiligter Individuen erreicht werden. Die Stimulierung der ♀ wird andererseits in dichten Populationen mit zahlreichen rückantwortenden ♂ wahrscheinlich erheblich verstärkt. (Darauf deuten auch unsere Beobachtungen hin: eines der ♀ wurde zu so hoher Gesangsaktivität angeregt, daß sogar der Bezug zu bestimmten männlichen Gesängen nicht mehr erkennbar war.) In diesem Fall kann sich das ♀ zunächst abwartend verhalten und seine Entscheidung erst spät treffen. In schlechten Jahren mit dünnen Populationen könnte ein derartiges Kommunikationssystem von größter Bedeutung für die Art sein und die Geschlechterfindung erheblich verbessern: Das ♀ bekommt durch die Rückantwort präzise Kenntnis von einem sich nähernden, an ihm interessierten ♂; ein einmal geknüpfter Ruf-Kontakt bleibt mit größerer Wahrscheinlichkeit erhalten und führt v. a. dann zu einer beschleunigten Geschlechterfindung, wenn das ♀ bei der Annäherung des rückantwortenden ♂ nicht nur am Ort verharrt, sondern sich sogar auf das ♂ zubewegt. (In dieser Hinsicht besteht anscheinend bei den antwort-stridulierenden Laubheuschrecken — im Gegensatz zu Heller & Helversen 1986, die von einer Bewegungsakti-

vität der ♂ ausgehen — keine Konstanz: bei der Sattelschrecke *Uromenus stali*, deren ♀ ebenfalls antworten, konnten wir z. B. beobachten, daß es das Weibchen war, das sich dem ruhig sitzenden ♂ aktiv näherte; Hartley et al. 1974 erwähnen außerdem Hinweise auf ein gegenseitiges Annähern der ♂ und ♀ bei *Platystolus obvius*.)

Zusammenfassung

Bei der Sattelschrecke *Platystolus martinezi* antworten die ♀ nach einem Zeitintervall von 0,2—0,1 Sekunden (22 °C) mit einer einzigen, charakteristisch strukturierten Schließsilbe auf den differenzierten, langen Werbegesang der ♂. Nach 0,1—0,2 Sekunden erhalten die ♀ ihrerseits von den ♂ eine charakteristische „Rückantwort", die aus 1—7 (meist 4—5) verlängerten Silben mit weniger dicht stehenden Einzelimpulsen besteht. Es wird angenommen, daß die Rückantwortsilben den betonten Endsilben eines ursprünglich zusammenhängenden, längeren Gesangs entsprechen. Die mögliche Bedeutung des komplexen Wechselgesangs zwischen ♂ und ♀ wird diskutiert. Ein Vergleich des „doppelten" Stridulationsapparates der ♂ von *P. martinezi* mit dem Singapparat der ♀ sowie mit den Stridulationssystemen anderer Gruppen der Tettigoniidae ergibt, daß ein doppelter Stridulationsapparat wahrscheinlich bereits im Grundplan bei beiden Geschlechtern vorhanden war. Der (wahrscheinlich mehrfach unabhängig evoluierten) weiblichen Antwort-Stridulation liegt demnach ein in den verschiedenen Gruppen homologes Teilsystem eines phylogenetisch alten, ursprünglich doppelten Stridulationsapparates zugrunde.

Literatur

Faber, A. (1953): Laut- und Gebärdensprache bei Insekten. Orthoptera (Geradflügler) Teil I. — Staatl. Museum für Naturkunde, Stuttgart.

Hartley, J. C., D. J. Robinson & A. C. Warne (1974): Female response song in the Ephippigerines *Steropleurus stali* and *Platystolus obvius* (Orthoptera, Tettigoniidae). — Anim. Behav. 22: 382—389.

Hedwig, B. & N. Elsner (1985): Sound production and sound detection in a stridulating acridid grasshopper (*Omocestus viridulus*). — In: Kalmring, K., Elsner, N.: Acoustic and vibrational communication in insects, 61—72. Parey, Hamburg und Berlin.

Heller, K.-G. (1984): Zur Bioakustik und Phylogenie der Gattung *Poecilimon* (Orthoptera, Tettigoniidae, Phaneropterinae). — Zool. Jb. Syst. 111: 69—117.

— & D. v. Helversen (1986): Acoustic communication in phaneropterid bushcrickets: species-specific delay of female stridulatory response and matching male sensory time window. — Behav. Ecol. Sociobiol. 18: 189—198.

Peinado, M. V. & J. Mateos (1986): El genero *Platystolus* Bolívar en la Peninsula Iberica (Orthoptera, Ephippigerinae). — Eos 62: 175—186.

Pfau, H. K. & B. Schroeter (in Vorb.): Die Gesangsmuster der iberischen Pycnogastrinae und Ephippigerinae (Orthoptera, Tettigoniidae).

Wolf, H. (1985): Monitoring the activity of an auditory interneuron in a free-moving grasshopper. — In: Kalmring, K., Elsner, N.: Acoustic and vibrational communication in insects, 51—60. Parey, Hamburg und Berlin.

Dr. H. K. Pfau, Institut für Zoologie, Universität, D 6500 Mainz; Dr. B. Schroeter, Im Münchfeld 60, D 6500 Mainz.

Zeitschrift/Journal: Bonn zoological Bulletin - früher Bonner Zoologische Beiträge.

Jahr/Year: 1988

Band/Volume: 39

Autor(en)/Author(s): Pfau Hans Klaus, Schroeter B.

Artikel/Article: Die akustische Kommunikation von Platystolus martinezi (Bolívar) - ein schnelles Antwort-Rückantwort-System (Orthoptera, Tettigoniidae, Ephippigerinae) 29-41